PERSOONIA
Published by the Rijksherbarium, Leiden
Volume 10, Part 2, pp. 301–308 (1979)

LE DEVELOPPEMENT DE LIMACELLA GLIODERMA (FR.) R. MAIRE

A. F. M. Reijnders

Amersfoort, Netherlands

(With 10 Text-figures)

L'ontogénèse des carpophores de *Limacella glioderma* se révèle un peu plus primitive que celle de *Limacella guttata*, à cause d'une piléocarpie moins accusée, de l'organisation tardive du piléipellis et de la trame moins spécialisée du champignon.

Introduction

Pendant l'automne de 1978 nous avons eu l'occasion de récolter une série de primordiums de *Limacella glioderma*. La présence de stades jeunes permettait d'en déterminer les particularités du développement. Une comparaison avec celui de *Limacella guttata* (Fr.) Konrad & Maublanc (=*lenticulare* Lasch ex Fr.) que nous avons examiné jadis (Reijnders, 1963) s'avérait être intéressant sous divers rapports. Nous constations déjà que l'étude du développement apporte un argument important en faveur de l'affinité avec *Amanita*, fait d'ailleurs reconnu universellement; c'est l'organisation de la trame du champignon pendant les stades précoces (Reijnders, 1977). Nous avons pu démontrer que cette structure, à première vue fort caractéristique, ne dévie en principe pas de celle de la trame jeune, présente dans presque tous les Agaricales. Aussi, le cas de *Limacella glioderma* nous fournit-il une belle confirmation de cette manière de voir.

Nous nous proposons de discuter les nuances entre les structures ontogénétiques de ces deux *Limacella* et les conclusions qui en résultent après la description du développement.

Le matériel a été fixé dans le mélange de Bouin et la coloration a été effectuée par le saffranine-violet de gentiane.

Description

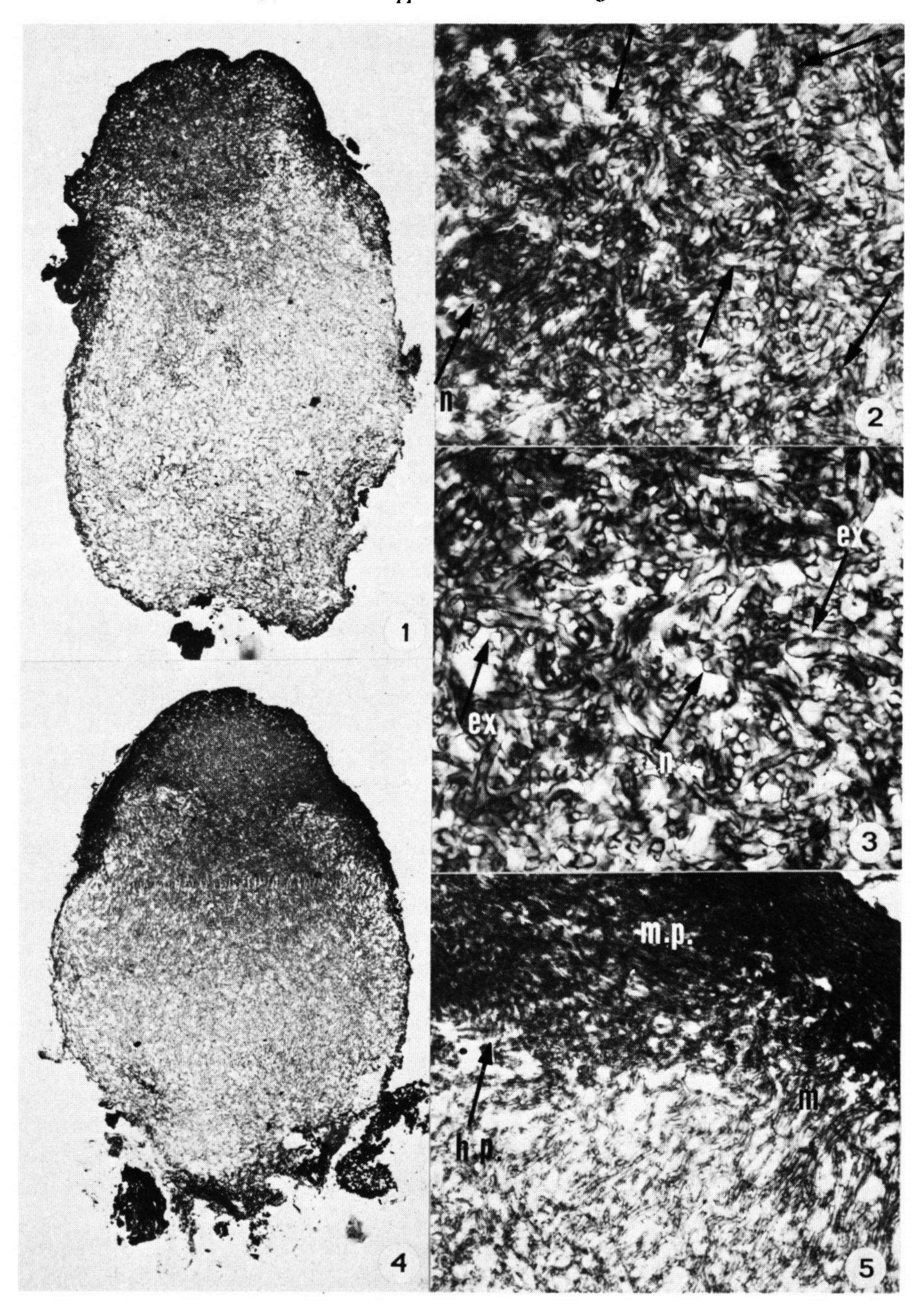
1. Le stade le plus jeune que nous puissions représenter (Fig. 1) a une longueur de 1,8 mm. et une largeur d'environ 880 μm. A la périphérie du primordium se trouve une assise chromophile dont les hyphes extérieures sont couchées (sauf au sommet, au milieu de la surface piléique) et déjà partiellement gélifiées. Sous ces hyphes périphériques se trouve une zône également plus colorée que l'autre tissu, à hyphes intriquées et plus ou moins ondoyantes, mais cette structure se restreint à peu près à la partie supérieure; elle s'amincit vers la base et manque dans le tiers inférieur du primordium. On peut voir cette zône chromophile comme une matrice du voile, mais en réalité, la situation est plus complexe, car ce même tissu fait naître plus tard le piléipellis. Ses

hyphes sont plus minces (diamètre 2–3 μm) que celles de la trame (diamètre 3–6 μm) et plus colorées à cause d'un contenu proroplasmique plus frappant. L'épaisseur de cette couche formatrice avec les hyphes gélifiées au contour, est de ± 130 μm au sommet du primordium. Cette structure dépasse l'endroit où naîtra l'hyménophore, indiqué dans ce stade par deux taches claires dans la partie supérieure du primordium des deux côtes de l'axe (à environ 4/5 de la hauteur). Ces taches claires se dessinent par l'absence ou la rareté d'hyphes en cet endroit; elles représentent donc la future chambre lamellaire.

Dans la partie stipitaire, on ne rencontre guère d'hyphes strictement parallèles. Les hyphes à l'intérieur des taches claires et au-dessus de celles-ci sont également un peu plus chromophiles et, de ce fait, la trame piléique est plus ou moins ébauchée. C'est dans cette trame piléique que l'on trouve déjà plusieurs nodules, ces structures caractéristiques du plectenchyme (Reijnders, 1977). Ces nodules consistent en des groupes d'hyphes qui adhèrent les unes aux autres et qui sont parfois densement enchevêtrées; il y a lieu d'admettre que les divisions cellulaires y sont plus nombreuses que dans le tissu plus lâche environnant, ou bien que les ramifications provisoirement courtes d'hyphes y abondent. On observe souvent des hyphes enroulées, contournant les nodules et y pénétrant. Sous leur forme la plus évoluée, ces structures révèlent des conglomérats de cellules, entourés de faisceaux d'hyphes qui serpentent entre eux et qui s'enroulent en spirale vers les nodules en formant à leurs extrémités des chaînes de cellules (Russulaceae, Amanitaceae; Reijnders, 1977, fig. 1).

Les nodules (ou bien les pelotes d'hyphes) dans la trame de ce jeune stade sont encore plus simples; ils se composent d'hyphes fermement entrelacées, parfois déjà entourées d'une hyphe courbée (mais pas toujours). Leur délimitation est assez vague parce qu'elles sont coupées dans tous les sens et leur diamètre dans le plan de la coupe paraît être très variable (de ± 16–50 μm). Ils sont particulièrement abondants justement sous la couche de la matrice du voile dans la partie apicale du primordium (Fig. 2). En plus de ces nodules, le plectenchyme de la trame révèle beaucoup d'extrémités libres d'hyphes, qui peuvent être un peu en massue (Fig. 3). Elles représentent en général les extrémités d'hyphes un peu plus larges (diamètre 5–8 μm), droites, qui s'étendent souvent sur un plus grand espace dans le segment de la coupe. Ici, comme dans plusieurs autres groupes d'Agaricales, elles font partie d'un système d'hyphes, remarquable par les hyphes droites qui s'entrecroisent, se manifestant surtout dans les jeunes primordiums et dont la fonction est inconnue (voir Discussion et Reijnders, 1977). Des extrémités libres naissent également par le bourgeonnement de ramifications dans les nodules, mais celles-ci sont d'abord plus minces.

2. Le stade suivant que nous représentons est un stade intermédiaire (Fig. 4; longueur du primordium 2,8 mm., largeur au niveau de l'hyménophore 1,3 mm.). Au-dessus des taches claires, nous voyons des hyphes qui se courbent en bas, de manière à se diriger enfin parallèlement à l'axe. Nous avons affaire aux hyphes palissadiques de l'hyménophore auxquelles se joignent vers l'extérieur les hyphes de la marge piléique mais ces dernières ne sont pas encore strictement parallelès (Fig. 5). A mi-hauteur environ du stipe se trouve, sous les taches claires, une zône étroite où la direction prédominante des hyphes est longitudinale; en-dessous de cette partie, on remarque la partie basale du primordium ou le bulbe où les hyphes sont déjà bien enflées (diamètre jusqu'à ± 30 μm). Les extrémités libres d'hyphes en massue, divisées en chaînes



Figs. 1–5. *Limacella glioderma.* — 1. Coupe médiane d'une jeune stade, × 40. — 2. Nodules (n.) dans la trame piléique de ce stade, × 330. — 3. Extrémités libres (ex.) et nodules dans la trame piléique, × 400. — 4. Coupe médiane d'un stade intermédiaire, × 25. — 5. Hyphes palissadiques (h.p.), marge piléique (m.p.) et matrice du voile (m.) dans ce stade intermédiaire, × 195.

de cellules enflées, sont abondantes dans ce tissu. On remarque donc en étudiant ce stade, que les hyphes parallèles dans la marge piléique ne se dessinent pas encore nettement, alors qu'une partie des hyphes stipitaires prend déjà une direction longitudinale.

Dans la trame piléique il y a encore beaucoup de nodules; ils se sont étendus un peu à cause du diamètre élargi de ses éléments. Par-ci par-là, on recontre déjà des fragments de tissus où les nodules se dissolvent: leurs hyphes se lâchent, s'élargissent et s'étendent. Les hyphes enroulées y sont moins distinctes. Parfois, un certain nombre d'extrémités libres se développent à partir des nodules.

3. Pour terminer, un stade avancé (diamètre au niveau de l'hyménophore 3,3 mm.; Fig. 6). La différenciation entre chapeau et pied est complète, mais la marge piléique est encore appliquée contre le pied et elle est enveloppée d'un voile fortement gélifié. Le voile se trouve également le long du stipe: on distingue les hyphes parallèles extérieures et la couche matrice. Juste sous la marge piléique, le voile a une largeur de ± 280 μm. Il y a un lipsanenchyme étroit qui s'étend à partir de la marge piléique incurvée jusqu'au sommet du stipe. Les hyphes couchées du voile s'étendent aussi latéralement à la marge piléique, mais la couche que nous avons nommée 'matrice' s'étend le long du stipe jusqu'à sa limite supérieure (c'est l'angle entre la face inférieure du chapeau et le stipe). Ainsi, ce tissu est à même de produire aussi des hyphes couchées le long de la face inférieure du lipsanenchyme, ces hyphes se gélifient également; c'est pourquoi, un revêtement muqueux relie la marge piléique au stipe lorsque le chapeau s'étale. Les deux assises du voile ont sur le chapeau une épaisseur de ± 96 μm, la couche extérieure de 16 μm. Cette dernière y est fortement gélifiée. Dans la couche matrice un changement s'est produit: ses hyphes ont pris une direction anticline, de façon à se diriger perpendiculairement à la surface piléique. Elles sont encore confluentes avec les hyphes couchées de la couche extérieure; là où les assises se fondent l'une dans l'autre, on voit que les hyphes changent soudainement de direction: elles s'inclinent sous un angle de 90° (Fig. 7). Ces éléments dressés et bien pressés se trouvent seulement sur la face piléique; ils ne se trouvent pas le long du stipe. Cette assise est en outre renforcée par de nombreus éléments en massue (diamètre ± 5 μm, bout ± 7 μm) qui y pénètrent de bas en haut et qui émanent souvent des nodules, situés juste sous le revêtement piléique (Fig. 8). Nous avons déjà remarqué plus haut qu'une structure piléique se différenciant dans une assise du voile universel, semble être un peu contradictoire. La nature est toujours plus compliquée que les catégories créées par nous au profit de la compréhensibilité des phénomènes. Nous connaissons encore un autre exemple d'une différenciation vélaire qui est limitée à la surface piléique, mais le cas semble être rare. Quoiqu'il en soit, nous constatons que le derme piléique (c'est le terme exact pour les revêtements à éléments dressés), ne se différencie que relativement tard pendant le développement de cette espèce et qu'il se compose d'hyphes déjà présentes dans l'assise matrice et d'hyphes qui émanent d'un tissu plus profond: la périphérie de la trame piléique.

Les hyphes dans le pied sont dès maintenant strictement parallèles, leur largeur varie beaucoup, mais on observe par-ci par-là des éléments déjà fortement enflés (diamètre 5–15 μm). Le passage à la trame piléique est abrupt.

La trame piléique consiste en une partie centrale plus lâche et une partie périphérique. Dans cette dernière, on observe beaucoup de nodules, se desserrant à cause de l'inflation de leurs

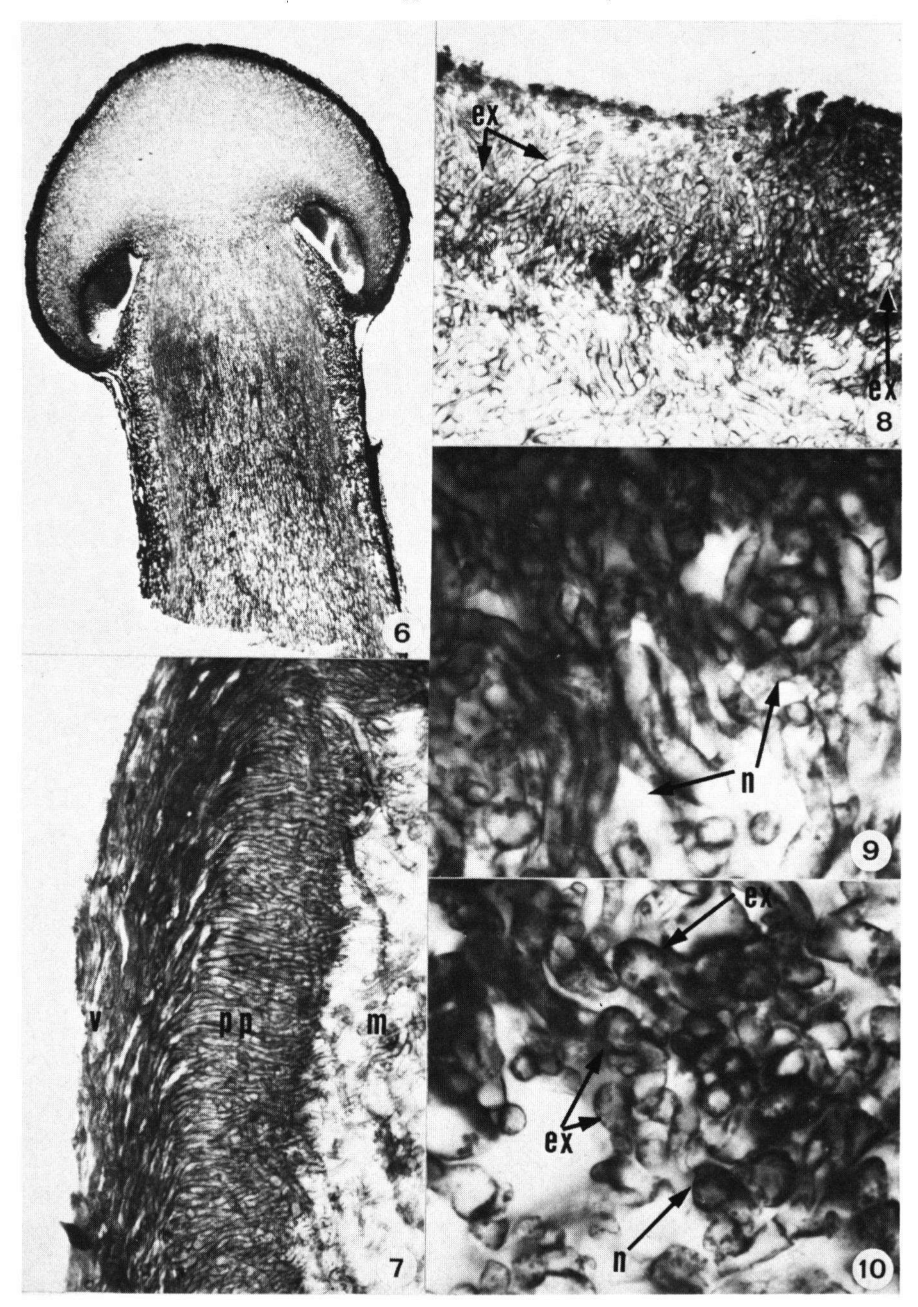


Fig. 6–10. *Limacella glioderma.* — 6. Coupe médiane d'un stade avancé, × 16. — 7. Matrice du voile (m.), piléipellis (p.p.) et voile (v.) dans la partie latérale du piléus d'un stade avancé, × 330. — 8. Extrémités libres (ex.) pénétrant de bas en haut dans le piléipellis, × 330. — 9. Nodules (n.) qui se dilatent dans un stade avancé par l'inflation de ses éléments, × 1000. — 10. Nodule (n.) dans un stade avancé avec plusieurs extremités libres (ex.) qui en émanent, × 1000.

éléments (diamètre ±6,5 μm jusqu'à 15 μm). Néanmoins, les hyphes enroulées, contournantes, se dessinent par-ci par-là. Les hyphes droites sont toujours présentes, mais elles sont moins marquées à cause de l'inflation des autres éléments (d.5–6 μm). Il y a beaucoup d'extrémités libres en massue (–13 μm), mais elles ne sont pas toujours nettes à cause de la présence de chaînes de cellules, dont certaines sont beaucoup plus enflées que les autres. Dans la partie la plus périphérique, par contre, on trouve un grand nombre de nodules jeunes à structure caractéristique, parfois munis d'une rosette au centre (selon la direction de la coupe; Fig. 9). Ces configurations typiques évoquent les rosettes primaires de la trame des Russulaceae et naissent lorsqu'une hyphe s'enroule autour d'une autre hyphe centrale s'élevant en direction perpendiculaire. Cependant, on doute que toutes les rosettes soient nées de cette manière, car elles sont nombreuses dans la jeune trame de maints primordiums (voir Reijnders, 1977). Comme nous l'avons déjà fait remarquer plus haut, il y a beaucoup d'extrémités libres émanant des nodules; elles sont d'abord courtes, mais elles s'allongent rapidement.

Discussion

Nous avons publié une description du développement de *Limacella guttata* (Fr.) Konrad & Maublanc dans notre livre de 1963 et cette étude nous met à même de faire une comparaison de ces deux développements. Nous examinerons en même temps les correspondances et les différences.

1. *Limacella guttata* a des primordiums piriformes, épais, bulbeux, qui restent longtemps en cet état. Les jeunes primorduims de *L. gliodermа* sont beaucoup plus sveltes ou plus oblongs. Une légère recourbure d'hyphes poussant en bas dans un anneau perpendiculaire à l'axe du primordium marque la naissance du chapeau. Ces hyphes vont former la marge piléique et l'hyménophore. A ce moment, le protenchyme est encore complètement emmêlé chez *L. guttata* et une direction longitudinale des hyphes du stipe ne s'observe que beaucoup plus tard dans un stade très avancé (Reijnders, 1963; pl. 52 fig. 3). Mais dans notre stade de la Fig. 4 du *L. glioderma*, où les hyphes parallèles de l'hyménophore et de la marge piléique se dessinent nettement, la direction longitudinale d'hyphes se présente également dans une zône étroite dans le stipe sous les taches claires (et à l'intérieur de celles-ci). Il faut remarquer que les hyphes palissadiques de l'hyménophore manquent encore dans le plus jeune stade de *L. guttata* (l.c.: pl. 51 fig. 1), de sorte que la coupe de *L. glioderma* représente un primordium un peu plus avancé. Malgré ce détail, il est évident que la piléocarpie de *L. guttata* est beaucoup plus prononcée.

2. Il vaut la peine de comparer les structures du voile universel et du piléipellis à partir de leur origine. La terminologie du revêtement piléique chez les champignons adultes est toujours confuse. Dans bien des cas, on ne distingue pas les éléments du voile et ceux du piléipellis. On ne comprend pas très bien ces structures périphériques quand on n'étudie pas leur ontogénie. Nous espérons revenir sur ces questions dans une prochaine publication. Le voile universel à hyphes couchées est manifeste dans les deux espèces, mais il est beaucoup plus développé et permanent chez *L. glioderma*. Par contre, le piléipellis de *L. guttata* se présente beaucoup plus tôt sous une forme déjà remarquablement différenciée. Il se compose d'éléments dressés, constituant une

palissade irrégulière à cause de la formation d'une multiplicité de cellules isodiamétrales et encore petites à leurs extrémités. Chez *L. glioderma* il y a, sous les hyphes couchées, une assise lâche bien marquée que nous avons nommée 'matrice'. Cette enveloppe est beaucoup moins accentuée chez L. guttata quoiqu'une zône sous le voile, à hyphes plus minces que celles de la trame, n'y manque pas. Les hyphes périclines du voile sont donc les extrémités d'hyphes plus profondes qui se continuent souvent à la périphérie en faisant un angle de 90°. Lorsque le piléipellis va se développer, les hyphes dans un secteur déterminé de la couche matrice se dressent en se muant toujours en hyphes couchées du voile. Le piléipellis est renforcé par maints éléments en massue qui émanent des nodules de la périphérie de la trame piléique (Fig. 10). De cette façon se forme un palissadoderme qui va remplacer le trichoderme initial. En prenant sa structure définitive, le piléipellis de *L. guttata* devient plutôt un épithélium (selon la terminologie de certains auteurs).

Nous avons déjà traité plus haut du curieux phénomène que le piléipellis se constitue dans une enveloppe que l'on est forcé de considérer comme un voile universel.

3. Dans les tissus plectenchymateux, on observe souvent, dispersés dans le tissu qui est plus lâche ailleurs, des endroits où les hyphes adhèrent les unes aux autres. Dans leur forme la plus simple, ces hyphes collées sont parallèles, mais dans bien des cas elles sont plus emmêlées que dans le tissu environnant; c'est pourquoi, une analyse de la naissance de nouvelles cellules prête à confusion dans une coupe plane (par les hyphes coupées et entrecroisées). Néanmoins, une observation comparative et prolongée conduit, selon nous, à la conclusion qu'une division cellulaire est fréquente dans les nodules et que les cellules formées en ces endroits provoquent, par leur inflation, une dilatation du tissu. Par suite de la naissance d'une multiplicité de cellules dans leur intérieur, les nodules accusent une structure particulière: une masse de cellules entourées d'hyphes qui s'enroulent et y pénètrent (Reijnders, 1977: fig. 1). Chez les Russulaceae, les hyphes situées immédiatement au contour des grumelots sont divisées en chaînes de sphérocystes naissantes. Chez les Amanitaceae, beaucoup de ramifications en massue sortent des nodules. Généralement, elles s'allongent en formant des hyphes étendues à extrémités libres, mais chez les Amanitas, la plupart d'entre elles restent courtes en formant les cellules latérales enflées, bien connues.

Chez *L. guttata*, les grumots de cellules deviennent gros et, avec les faisceaux d'hyphes qui serpentent entre eux, le tissu égale la structure de la jeune trame croissante de *Russula*, de *Lactarius* ou d'*Amanita*. Chez *Limacella glioderma*, les dimensions des nodules restent plus modestes, leur structure est à peu près conforme à celle des nodules qu l'on rencontre souvent dans le bulbe et la jeune trame d'Agaricales très variés. Chez *L. glioderma*, on les trouve surtout dans la périphérie de la trame piléique où l'augmentation de cellules est particulièrement d'une nécessité impérieuse.

Quoique les hyphes à extrémités libres soient abondantes dans la jeune trame de *L. glioderma*, elles sont beaucoup plus apparentes et semblent être plus nombreuses encore chez *L. guttata*, atteignant une largeur de $\pm 16\mu$m. (Chez l'autre espèce 7–10 μ seulement.) Elles s'étendent souvent sur une grande distance dans le plan de la coupe; nous ignorons si elles fonctionnent de la même manière que le système d'hyphes droites que l'on trouve déjà dans le tissu de primordiums beaucoup plus jeunes et dont nous avons parfois pensé qu'il joue un rôle déterminateur pendant le développement.

Nous arrivons donc à conclure que le développement de *L. glioderma* accuse un type plus primitif que celui de *L. guttata* dans presque tous ses aspects. En résumant nous pouvongs dire:

a. Le développement de *L. guttata* est beaucoup plus concentré, ce qui se manifeste par les dimensions des primordiums bulbeux et par une piléocarpie plus accentuée. L'autre espèce est plutôt piléostipitocarpe.

b. Le piléipellis de *L. guttata* est un palissadoderme précoce qui se dissout en cellules, de sorte qu'il se forme un épithélium; celui de *L. glioderma* naît beaucoup plus tard et a, du moins au début, plutôt l'air d'un ixotrichoderme.

c. L'organisation ontogénique de la trame chez les deux espèces accuse des nuances: chez *L. guttata* se présente une structure plus spécialisée qui se rapproche de la trame des Amanites par les dimensions des nodules et le nombre et la nature des ramifications à extrémité libre.

L'auteur exprime sa reconnaissance à M. J. van Brummelen et à Mme A. Schutte-Kleine pour avoir soigné respectivement les microphoto's et la correction du texte.

Summary

A comparison of the development of *Limacella guttata* (Fr.) Konrad & Maublanc with that of *L. glioderma* (Fr.) R. Maire shows clearly that the latter is of a more primitive type. This conclusion is based on the following observations:

a. *Limacella guttata* has a pileocarpic development: the first differentiation inside the primordium is that of the outgrowing and curving hyphae of the margin of the pileus; when similar hyphae appear in the primordium of *L. glioderma* longitudinal hyphae are simultaneously formed in the stipe. The concentrated development of the former species is moreover indicated by the pear-shaped or bulbous primordia. The primordia of *L. glioderma* are much more slender.

b. The pileipellis of *L. guttata* is initiated in a very early phase of the development in the shape of a palisadodermium of which each cell devides into smaller cells thus forming an epithelium. The pileipellis of *L. glioderma* originates tardily in a kind of matrix-layer which belongs to the universal veil; at first it has the nature of an ixo-trichodermium, but later it is reinforced by elements that penetrate into it from below.

c. The structure of the young trama of the two species is somewhat different: with *L. guttata* the hyphal knots are taller with more cells in the centre; these complexes of cells with their encircling hyphae remind of the organisation of the trama of *Amanita*. Moreover, there are more and larger club-shaped extremities of hyphae in this species. In the other species the hyphal knots look more like those common in most other Agaricales.

Bibliographie

Reijnders, A. F. M. (1963). Les problèmes du développement des carpophores des Agaricales et de quelques groupes voisins. Den Haag.

—— (1977). The histogenesis of bulb and trama tissue of the higherBasidiomycetes and its phylogenetic implications. *In* Persoonia 9: 329–362.